

ТИМОФЕЕВА Галина Анатольевна

**МОРФОМЕТРИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ ЖУЖЕЛИЦ
(COLEOPTERA, CARABIDAE) В АНТРОПОГЕННЫХ ЛАНДШАФТАХ**

Специальность 03.02.08. – экология
(биологические науки)

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Казань – 2010

Работа выполнена в ГБУ «Институт проблем экологии и недропользования
Академии наук Республики Татарстан»

Научный руководитель: кандидат биологических наук,
старший научный сотрудник ИПЭН
АН РТ
Суходольская Раиса Анатольевна

Официальные оппоненты: доктор биологических наук,
профессор
Артемьева Елена Александровна
Ульяновский государственный
педагогический институт им. И.Н.
Ульянова, г. Ульяновск
доктор биологических наук,
профессор
Мукминов Малик Нилович
Татарский государственный
гуманитарно-педагогический
университет, г. Казань
Ведущая организация: Нижегородский государственный
университет им. Н.И. Лобачевского,
г. Нижний Новгород

Защита диссертации состоится «16» сентября 2010 г. в 14 часов 30 минут на заседании диссертационного совета ДМ 212.081.19 при ФГОУ ВПО «Казанский (Приволжский) Федеральный университет» по адресу: 420008, Республика Татарстан, г. Казань, ул. Кремлевская, д. 18, главное здание.

Отзыв на автореферат в двух экземплярах с подписями, заверенными гербовой печатью, просим направлять по адресу: 420008, Республика Татарстан, г. Казань, ул. Кремлевская, д. 18, ПФУ, диссертационный совет ДМ 212.081.19.

Факс: (843) 238-76-01; e-mail: attestat.otdel@ksu.ru

С диссертацией можно ознакомиться в Научной библиотеке им. Н.И. Лобачевского Казанского (Приволжского) Федерального университета по адресу: г. Казань, ул. Кремлевская, 35.

Автореферат разослан " " _____ 2010 года

Ученый секретарь диссертационного совета,
кандидат биологических наук, доцент

Зелеев Р.М.

Актуальность исследования. Одной из основных задач современной экологии является разработка подходов к сохранению и рациональному использованию биологического разнообразия в условиях усиления антропогенного пресса. Среди животных, быстро и адекватно реагирующих на изменения в окружающей среде, особую группу составляют жужелицы (Coleoptera, Carabidae). Это многочисленное и широко распространенное семейство на территории России и мира, являющееся модельным объектом для изучения изменчивости и полиморфизма, структуры популяций, разнообразных межпопуляционных и межвидовых взаимодействий, адаптаций к условиям среды (Филиппов, 2008; Brandmayr, 1998; Rasplus, Desender, Verdyck, 2000; Drees, Huk, 2000; Cartellieri, Lovei, 2000; Gunther, Assmann, 2000; Fournier, Loreau, 2000). Жужелицы - одни из немногих видов почвенных обитателей (педобионтов), которые встречаются в импактных зонах промышленных источников и могут быть использованы для оценки антропогенных влияний на биоту. Для выяснения степени воздействия на организмы антропогенного фактора применяются генетические, биохимические и другие методы, показатели которых проявляются в фенотипе, а значит, откладывают определенные отпечатки на морфометрию (Гринько, 2002; Шареева, 2009; Parsons, 1990; Polac, 1993; Moller, Swaddle, 1997; Somarakis et al., 1997; Cepeda-Pizarro et al., 2003). С помощью анализа динамики морфометрической структуры популяций жужелиц создается возможность проследить процесс адаптации к меняющимся условиям среды.

Цель исследования: определить возможные стратегии адаптаций популяций жужелиц к условиям внешней среды.

Задачи:

1. Оценить адаптационные возможности (численность и соотношение полов) популяций жужелиц, обитающих в антропогенных ландшафтах: городе, пригороде, естественных биотопах и агроценозах.
2. Провести внутривидовой и межвидовой анализ морфометрической структуры популяций жужелиц, обитающих в антропогенных ландшафтах.
3. Провести межпопуляционный анализ размерных характеристик жужелиц, обитающих в различных типах биотопов и в разных антропогенных ландшафтах.
4. Дать сравнительную характеристику размеров жужелиц и морфометрической структуры их популяций в разных областях ареала.

Основные положения, выносимые на защиту:

1. Численность популяций жужелиц, доминирующих в городских ценозах, ниже численности популяций тех же видов, но обитающих в пригородах и естественных биотопах. Соотношение полов у крупных видов рода *Carabus*, а также у вида *P. cupreus* на территории города сдвинуто в пользу самцов.
2. Морфометрическая структура популяций жужелиц в антропогенном ландшафте зависит от особенностей жизненного цикла определенного вида: у видов с облигатно одногодичным жизненным циклом с раннелетним размножением морфометрическая структура в антропогенных ландшафтах

различного типа имеет существенные различия; у видов с двухгодичным жизненным циклом морфометрическая структура консервативна и не зависит от характера антропогенного воздействия.

3. Адаптация жужелиц к условиям существования заключается в координированном взаимодействии размерных характеристик и структуры: если уменьшается разница в размерах, то увеличивается разница в структуре, и наоборот. Реализация этой стратегии адаптации более выражена у видов рода *Carabus* и менее выражена у видов родов *Pterostichus* и *Poecilus*.

Научная новизна. Впервые осуществлен систематический анализ динамики морфометрической структуры популяций жужелиц разных видов в антропогенном ландшафте, что позволяет прогнозировать динамику их численности. Впервые показаны пути адаптаций жужелиц к антропогенным воздействиям, которые осуществляются по единой стратегии независимо от места обитания в ареале и выражаются в сопряженном изменении размерных и структурных характеристик карабид в ходе приспособления к условиям обитания.

Практическая и теоретическая значимость, использование результатов работы. Выявленные особенности адаптивных стратегий жужелиц в антропогенных ландшафтах могут быть использованы для биоиндикации состояния почвенной биоты. Обнаруженные закономерности позволяют прогнозировать изменения морфометрической структуры жужелиц под влиянием антропогенного преобразования естественных сообществ. Сведения, полученные при выполнении исследования, вошли в отчеты по фундаментальным темам Института проблем экологии и недропользования АН РТ. Итоги диссертационного исследования могут использоваться в лекционных и практических занятиях, на полевых практиках по зоологии и экологии беспозвоночных для студентов университетов, техникумов, а также учащихся средних школ.

Апробация работы. Результаты диссертации были изложены и обсуждены на конференциях по экологии, энтомологии и зоологии: *международных и с международным участием*: «Экология и биология почв» (Ростов-на-Дону, 2006), «Проблемы популяционной экологии животных» (Томск, 2006); «Энтомологические исследования в Северной Азии» (Новосибирск, 2006); «Лесное почвоведение: итоги, проблемы, перспективы» (Сыктывкар, 2007); «Урбоэкосистемы: проблемы и перспективы развития» (Ишим, 2008, 2009); «Современные проблемы гуманитарных и естественных наук» (Рязань, 2009); «Экология и безопасность жизнедеятельности промышленно-транспортных комплексов» (Тольятти, 2009); «Биоразнообразие и роль животных в экосистемах» (Днепропетровск, 2009); «Экология биосистем: проблемы изучения, индикации и прогнозирования» (Астрахань, 2009); *всероссийских*: «Экология в современном мире» (Улан-Удэ, 2007); «Экологические проблемы урбанизированных территорий» (Елец, 2007); «Достижения энтомологии на службе агропромышленного комплекса, лесного хозяйства и медицины» (Краснодар, 2007)

«Экологические системы: фундаментальные и прикладные исследования» (Нижний Тагил, 2008; 2010); «Современное состояние и пути развития популяционной биологии» (Ижевск, 2008); «Окружающая среда и устойчивое развитие регионов: новые методы и технологии исследований» (Казань, 2009); «Экологические проблемы промышленных городов» (Саратов, 2009); «Экология, эволюция и систематика животных» (Рязань, 2009); *региональных*: «Проблемы использования и воспроизводства лесных ресурсов» (Казань, 2006), *а также*: на XIII съезде Русского энтомологического общества (Краснодар, 2007), Ставропольского отделения русского энтомологического общества (Ставрополь, 2008), Кемеровского отделения русского энтомологического общества (Кемерово, 2008) и Любимцевских чтениях «Современные проблемы эволюции» (Ульяновск, 2008).

Публикации. По теме диссертации опубликована 31 работа, в том числе 2 работы в журналах, рекомендованных ВАК.

Структура и объем работы. Диссертация изложена на 169 страницах основного текста и 69 страницах приложений. Рукопись состоит из введения, 5 глав, выводов, списка литературы и приложений, содержит 104 рисунка и 165 таблиц. Список цитируемой литературы включает 283 источника, в том числе 72 на иностранных языках.

Личное участие автора в получении научных результатов: сбор материала на территориях г. Казани и его пригорода, камеральная обработка и морфометрический анализ всего материала, статистический анализ первичных данных и интерпретация результатов.

Благодарности. Автор диссертации особо благодарен своему научному руководителю – к.б.н., с.н.с. Р.А. Суходольской за практические и научные консультации и поддержку, оказываемые на протяжении более 7 лет. Большую помощь на этапах выполнения работы автор получал со стороны к. б. н. А.К. Жеребцова и д.б.н. Н.И. Еремеевой при определении видов жуков. Слова благодарности автор направляет в адрес всех сотрудников лаборатории биомониторинга Института проблем экологии и недропользования АН РТ и кафедры зоологии Кемеровского госуниверситета за предоставление материала полевых выездов и экспедиций, а также за творческое сотрудничество при подготовке материалов диссертации и совместных публикаций. Автор благодарит своих коллег-биологов в научных и образовательных учреждениях, способствовавших организации и проведению полевых исследований и обсуждению основных положений диссертации (Казанский госуниверситет, Кемеровский госуниверситет, Ставропольский государственный аграрный университет, Татарский государственный гуманитарно-педагогический университет). Особую благодарность автор выражает в адрес своих родных за понимание и поддержку.

ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

ГЛАВА 1.

ЭКОЛОГИЯ ЖУЖЕЛИЦ И ДИНАМИКА ИХ ПОПУЛЯЦИЙ

Глава состоит из двух разделов и представляет собой обзор литературы по изучению онтогенеза, морфологии и физиологии жужелиц на антропогенно нарушенных территориях (городе, агроценозе). Обсуждаются вопросы значения жужелиц как биоиндикаторов, а также методы морфометрического многомерного анализа для выявления характера изменчивости популяций в разных условиях среды. Анализ литературных источников показал недостаточную изученность затронутых вопросов в России, хотя за рубежом данному вопросу уделяется огромное внимание, особенно при изучении насекомых, что обусловило выбор темы и определило задачи исследований.

ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В работе изучали жужелиц родов *Carabus*, *Pterostichus*, *Poecilus*, доминирующих в биотопах. Объектом исследования были виды: *Carabus (Tachypus) cancellatus* Illiger, 1798; *Carabus (Carabus) granulatus* Linneus, 1758; *Carabus (Morphocarabus) aeruginosus* Fischer von Waldheim, 1822; *Pterostichus melanarius* Illiger, 1798; *Pterostichus niger* Schaller, 1783; *Poecilus cupreus* Linneus, 1758 (Крыжановский, 1965, 1983; Шарова, 1981; Козырев, 1994; Жеребцов 2000; Исаев, 2002; Филиппов, 2008).

Районы исследований: г. Казань и г. Кемерово; пригороды г. Казани, представляющие из себя лесные массивы, окруженные лугами различного типа; естественные биотопы в районах РТ с минимальным антропогенным воздействием; агроценозы в районах РТ под разными сельскохозяйственными культурами.

Методика отбора проб заключалась в следующем: выборки каждого вида жужелиц брались на ограниченной территории с однородной растительностью, площадь которой колебалась в зависимости от места отлова от половины до нескольких гектаров. Эти участки представляли собой биотопы, как правило, характерные для обитания изучаемого вида, где он доминировал (рис. 1).

В городе исследованию подвергались газоны, скверы, парки, кустарники вдоль дорог: в пригороде и естественных местообитаниях (*прим.* – территории, удаленные от города, пригорода и агроценоза) – большие лесные массивы и луга, в агроценозах – поля с разными культурами. Проводился межпопуляционный анализ выборок жуков, отловленных на каждой отдельной территории. Количество популяций, обследованных в каждом антропогенном ландшафте, колебалось от 4 до 11. Обобщенные данные по каждой территории сравнивались между собой; производился внутривидовой анализ выборок, обитающих в городе, пригороде, естественном биотопе и

агроценозе. Для некоторых видов было проведено сравнение структуры их популяций в двух городах – Казани и Кемерово.

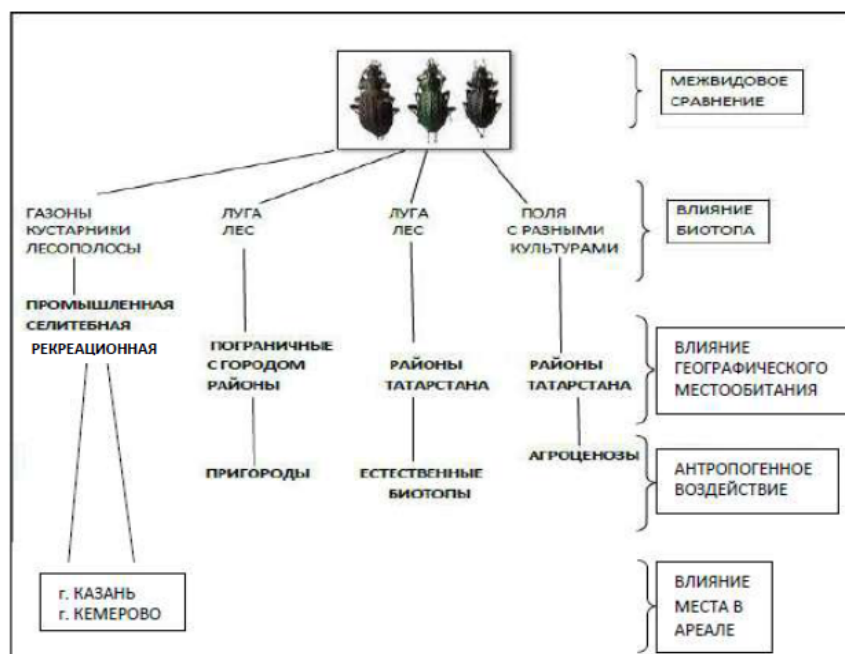


Рисунок 1 - Схема отбора проб

Аналогичная схема отлова применялась для всех шести видов жужелиц, и конечный этап анализа включал **межвидовое** сравнение выборок жуков, обитающих в городе, пригороде естественном биотопе и агроценозе.

Жуков отлавливали стандартно ловушками Барбера в вегетационные сезоны 2003 – 2008 г.г. Определяли пол и проводили индивидуальный обмер семи мерных признаков: длина надкрылий, ширина левого и правого надкрылья, длина и ширина переднеспинки, длина головы, расстояние между глазами. Материал обработан методами многомерной статистики в стандартной программе Statistica 6.0. (StatSoft Int.). В общей сложности проанализировано 8005 особей из 70 популяций.

Применялись следующие методы многомерной статистики:

- кластерный анализ методом «tree-joining», где входящая матрица включает средние значения признаков в анализируемых популяциях; результат визуализируется в виде дендрограмм, расстояния между кластерами характеризуют различия популяций по размерным характеристикам (далее по тексту - Евклидовы расстояния - ED);
- кластерный анализ методом «k-means»;
- дискриминантный анализ, где входящая матрица включает конкретные промеры каждого жука: результаты визуализируются в виде точек, рассеянных на плоскости: расстояние между центроидами их распределения характеризует разницу в морфометрической структуре популяций (далее по тексту – расстояния Махаланобиса - MD);
- метод главных компонент.

ГЛАВА 3.

ПОПУЛЯЦИОННЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ ЖУЖЕЛИЦ В АНТРОПОГЕННОМ ЛАНДШАФТЕ

Данные по динамической плотности исследованных популяций свидетельствуют о том, что численность городских популяций меньше численности популяций тех же видов на других исследованных территориях: пригорода, естественного биотопа и агроценоза (рис.2).

Соотношение полов исследованных популяций карабид в целом регистрировалось как оптимально равновесное. Однако у крупных видов рода *Carabus*, а также в популяциях *P.cupreus* на городской территории наблюдается сдвиг соотношения полов в пользу самцов. Сравнение по критерию χ^2 показало значимые отклонения.

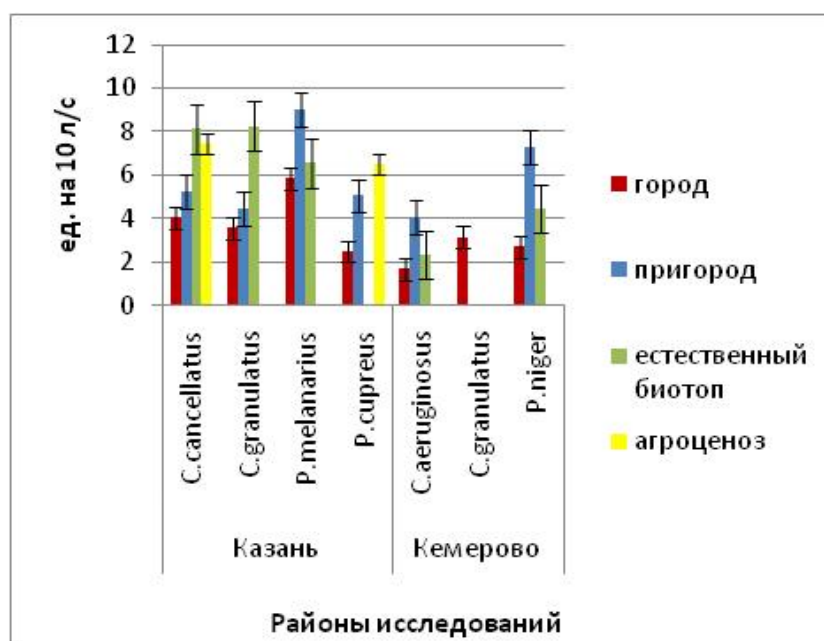


Рисунок 2 - Динамическая плотность исследованных популяций жуужелиц

Полученные результаты согласуются с данными других ученых - карабидологов (Киселев, 2007; Рыжая, 2007; Колесникова, 2008; Klausnitzer, Richter, 1983; Bohac, 1999), которые отмечают существенное снижение численности жуужелиц, особенно крупных видов, в городах. Сдвиг соотношения полов в пользу самцов у видов рода *Carabus* в городе свидетельствует, по всей видимости, о том, что в городских популяциях этих видов идут перестройки, адаптирующие жуков к условиям урбанизации (Геодакян, 1998).

ГЛАВА 4.

ДИНАМИКА РАЗМЕРНЫХ ХАРАКТЕРИСТИК И МОРФОМЕТРИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ ПОПУЛЯЦИЙ ЖУЖЕЛИЦ В РАЗНЫХ УСЛОВИЯХ СРЕДЫ

Изменчивость популяций видов рода Carabus.

C. cancellatus. У этого вида было обследовано шесть популяций в городе, десять - в пригородной зоне, четыре - в естественных ценозах и четыре – в агроценозах. Результаты кластерного анализа городских популяций показывают, что размерные характеристики жуков зависят от типа биотопа (рис. 3): популяции, обитающие в кустарнике, схожи по размерам и отличаются от популяций, обитающих на газонах, что подтверждается значением Евклидова расстояния, которое колеблется от 0,08 до 0,91.

Дискриминантный анализ популяций *C. cancellatus* в городе проводился двумя способами: предиктором брали переменную, обозначающую зону города (промышленная, селитебная, рекреационная) или переменную, обозначающую биотоп. Во втором случае выявлена более четкая дискриминация (рис. 4). Значительные различия в структуре исследованных популяций подтверждают значения расстояния Махаланобиса, которое колеблется от 0,1 до 18,9 единиц. Подобный анализ был проведен для всех популяций *C. cancellatus* в разных ландшафтах.

Поскольку в разных антропогенных ландшафтах анализировалось по несколько популяций этого вида жужелиц, то становится возможным визуализировать степень отличий по размерам в каждом случае в виде столбиковых диаграмм. Этот же способ представления результатов применен для характеристики различия популяций *C. cancellatus* по морфометрической структуре, где полученные в ходе дискриминантного анализа значения MD изображены в виде диаграмм.

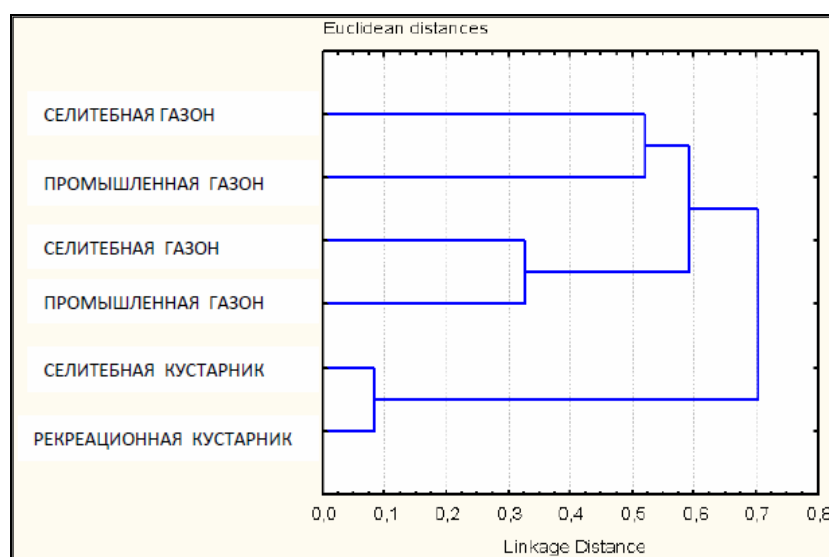


Рисунок 3 - Дендрограмма распределения популяций *C. cancellatus* в городе

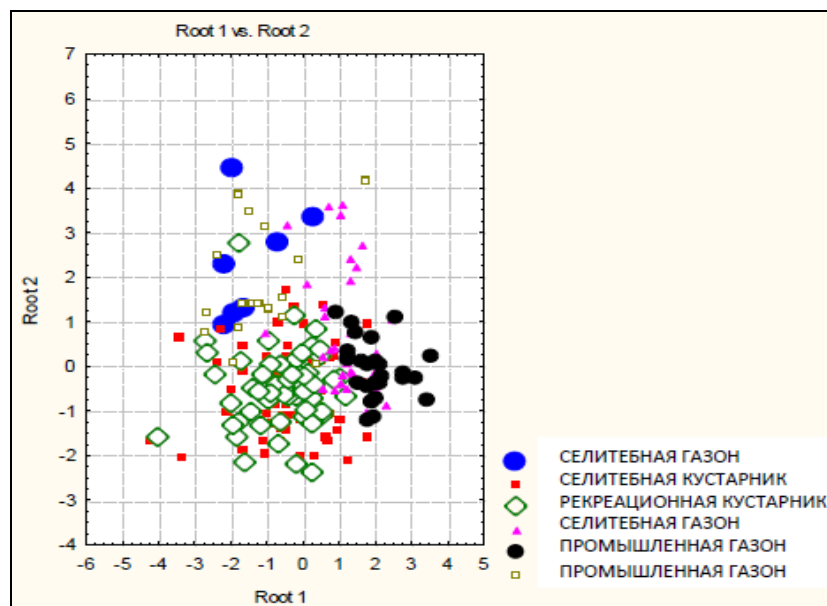


Рисунок 4 - Положение маркеров популяций *C. cancellatus* в плоскости КДФ с учетом типа биотопа города (Wilks' Lambda: ,7523606; F (14,418) = 4,5647, p < ,000)

Размах ED и MD между популяциями *C. cancellatus* в разных антропогенных ландшафтах различается (рис. 5, 6). Изменение размерных характеристик и структуры популяций по мерным признакам альтернативно: так, **в городе** различия по размерам незначительны, а по структуре размах различий большой; **в пригороде** увеличение размаха различий по размерам сопровождается уменьшением различий по структуре; снижение отличий популяций по размерам в **естественных** биотопах сопровождается увеличением степени различий по структуре, **в агроценозах** различия по размерам и структуре значительны.

Таким образом, можно сказать, что стратегия адаптаций жужелиц вида *C. cancellatus* к условиям среды прослеживается в следующем: изменяются *или* размерные характеристики жуков, *или* морфометрическая структура популяции. Такая стратегия адаптации объясняется, по-видимому, особенностями экологии. *C. cancellatus* - это вид крупных размеров, мезофил, тяготеющий к освещенным, сухим биотопам. В г. Казани *C. cancellatus* был отловлен практически в однотипных биотопах, что определяет небольшой размах отличий по размерам. Однако в городе биотопы отделены друг от друга непреодолимыми барьерами для данного вида, при этом, по-видимому, реализуется генетический дрейф, и различия по структуре между отдельными популяциями в городе становятся значительными. Пригород представлен лесными массивами, окруженными лугами низкого уровня. В период подтопления сухолюбивый вид *C. cancellatus* осуществляет миграции в близлежащие леса. По-видимому, обитание личинок в разнокачественных биотопах приводит к значительным отличиям в размерных характеристиках имаго. В то же время принудительные миграции определяют обмен генетическим материалом, что приводит к практическому стиранию различий в морфометрической структуре. В естественных биотопах различия в размерных и структурных характеристиках жуков имеют промежуточное

значение между городскими и пригородными популяциями этого же вида. Это определяется тем, что в естественной среде жуки *C.cancellatus* обитают в характерных для них биотопах оседло, но их локальные группировки связаны периодическими непринудительными миграциями. В агроценозах увеличение различий по размерам связано с различной кормовой базой из-за разнотипности биотопов. Различия по структуре определяются, по всей видимости, давлением среды за счет применения ядохимикатов, систем севооборота, земледелия.

C. granulatus. У этого вида было обследовано семь популяций в городе (лесопосадки, связанные узкими коридорами травянистой растительности), четыре - в пригородной зоне, три - в естественных ценозах (в том числе одно из них – болото, один участок на территории Волжско-Камского государственного заповедника). Межпопуляционное сравнение размерных и структурных характеристик проводилось аналогично рассмотренному выше виду. Результаты анализа на каждой отдельной территории для этого вида представлены на рисунках 5 и 6.

Вид *C.granulatus* при освоении новых местообитаний реализует стратегию, аналогичную выше рассмотренному виду *C. cancellatus*, однако характер выражения ее другой, что, по всей видимости, определяется как экологическими особенностями *C.granulatus*, так и конкурентными взаимоотношениями с близким ему *C.cancellatus*. Характерно то, что в г. Казани эти виды карабид доминируют в разных биотопах. Разнородность абиотических условий обитания *C. granulatus* в городе приводит к большому размаху ЕД. В то же время периодический обмен мигрантами в силу специфичности местообитаний, связанных между собой, определяет незначительные различия по морфометрической структуре в популяциях этого вида. *C.granulatus* - обитатель влажных местообитаний, не осуществляет принудительных миграций в пригороде с затопляемых лугов в прилежащие лесные массивы. За счет таких особенностей биологии в каждом биотопе пригорода формируется относительно локальная группировка жужелиц *C.granulatus*, которая обладает особенностями генетической структуры и определяет большие различия в морфометрической структуре по сравнению с городскими популяциями. В естественных популяциях этого вида в силу разнородности как абиотических условий, так и самой специфики местообитаний формируются относительно большие различия между популяциями по размерным характеристикам и значительные – по морфометрической структуре.

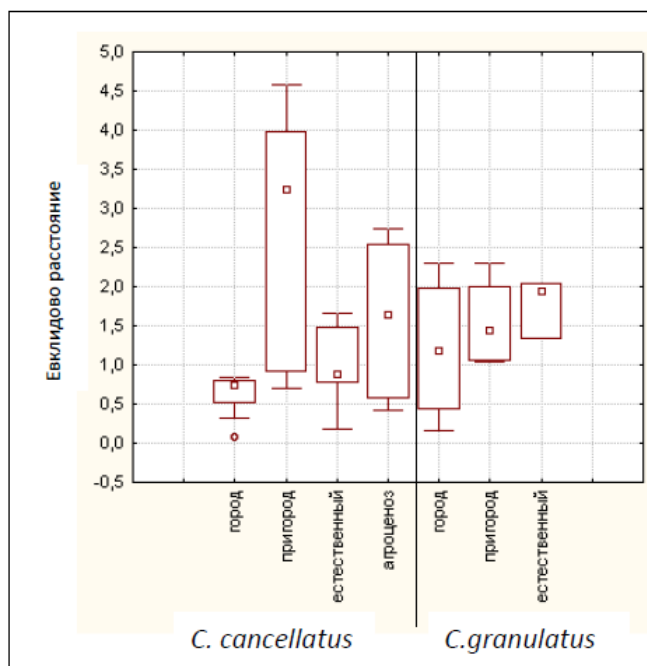


Рисунок 5 – Размах евклидова расстояния для *C.cancellatus* и *C.granulatus* в антропогенных ландшафтах

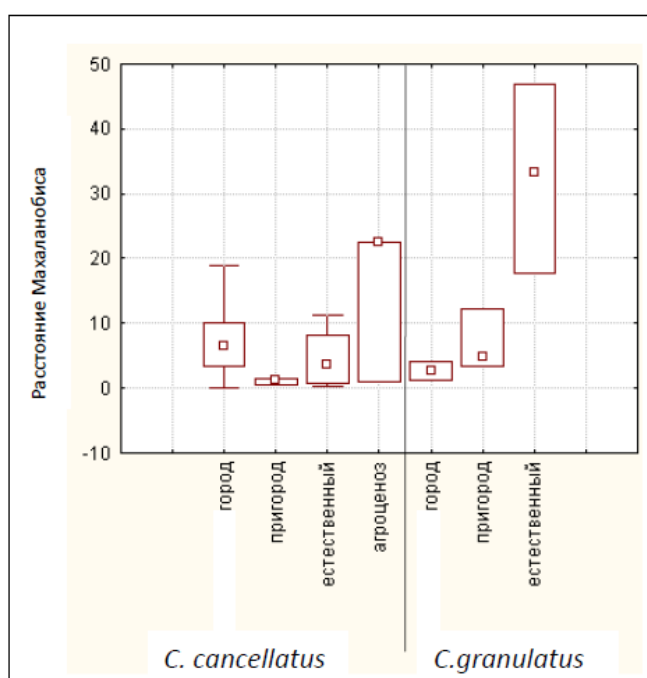


Рисунок 6 – Размах расстояния Махаланобиса для *C.cancellatus* и *C.granulatus* в антропогенных ландшафтах

Изменчивость популяций видов рода Pterostichus и Poecilus. Выборки из популяций *P. melanarius* были проанализированы в городе, пригороде и естественном биотопе (по 11, 6 и 6 популяций, соответственно), а *P. cupreus*, как типично полевой вид, был отловлен, в основном, в агроценозах (5 популяций в пригороде и 18 - в агроценозе). Анализ динамики размерных и структурных характеристик популяций этих видов показал, что в разных антропогенных ландшафтах они меняются в меньшей степени, по сравнению с популяциями рода *Carabus*, или не меняются вообще (рис.7).

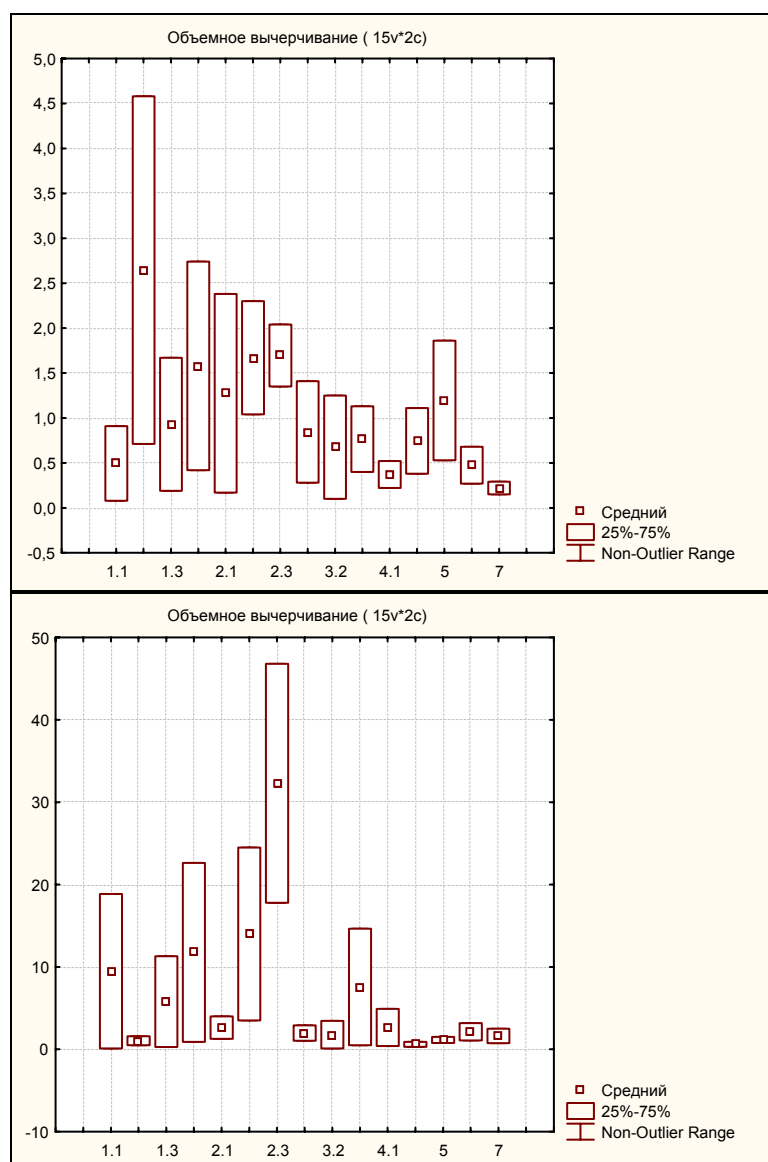


Рисунок 7 - Сравнительные данные размерных характеристик и морфометрической структуры всех исследованных видов жуужелиц*

*- по горизонтали обозначено: 1.1. *C.cancellatus*. Город; 1.2. *C.cancellatus*. Пригород; 1.3. *C.cancellatus*. Естественный биотоп; 1.4. *C.cancellatus*. Агроценоз; 2.1. *C.granulatus*. Город; 2.2. *C.granulatus*. Пригород; 2.3. *C.granulatus*. Естественный биотоп; 3.1. *P.melanarius*. Город; 3.2. *P.melanarius*. Пригород; 3.3. *P.melanarius*. Естественный биотоп; 4.1. *P.cupreus*. Город и пригород; 4.2. *P.cupreus*. Агроценоз; 5. *C.aeruginosus*; 6. *C.granulatus* (Кемерово); 7. *P.niger*.

Динамика популяций жуужелиц в г. Кемерово. Было проанализировано одиннадцать популяций *C. aeruginosus*, четыре - *C.granulatus* и шесть - *P. niger*. Биотопы представляли собой относительно большие по площади газоны и суходольные луга. В популяциях стенобионтных видов рода *Carabus* в большей степени выражены различия как в размерных характеристиках, так и в морфометрической структуре (рис.8, рис.9).



Рисунок 8 - Интервал границ размаха Евклидова расстояния в исследованных популяциях

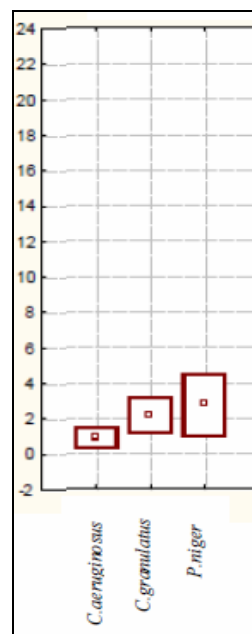


Рисунок 9 - Интервал границ размаха расстояния Махаланобиса в исследованных популяциях

Анализ рисунков 7, 8 и 9 позволяет сделать вывод, что изменение размеров и структуры у каждого вида в соответствующем антропогенном ландшафте имеет свои особенности. Для всех изученных видов характерно следующее: адаптация вида к условиям существования заключается в координированном взаимодействии размерных характеристик и структуры: **если уменьшается разница в размерах, то увеличивается разница в структуре, и наоборот.**

Реализация такой стратегии более выражена у видов рода *Carabus* независимо от того, где он обитает – в Татарстане или Кемеровской области, и менее выражена у видов родов *Pterostichus* и *Poecilus*. Возможным объяснением такой консервативности морфометрической структуры у жуков этих родов является их способность адаптироваться к внешним воздействиям за счет изменения типа жизненного цикла, что обсуждается в обширных исследованиях по адаптациям жуков к условиям Севера (Филиппов, 2008). Для жуков рода *Carabus* таких сдвигов в характере жизненных циклов зарегистрировано не было. Обнаруженные нами факты лабильности морфометрической структуры у карабусов могут свидетельствовать в пользу наличия механизма адаптации жуков к антропогенным воздействиям за счет изменения структуры морфометрических признаков. Многими исследователями (Гринько, 2002; Шареева, 2009; Parsons, 1990; Polac, 1993; Moller, Swaddle, 1997; Somarakis et al., 1997; Cepeda-Pizarro et al., 2003) показано: такие структуры отражают динамику изменения биохимических, генетических и других показателей в популяциях, что неизбежно в гетерогенной среде.

Следует отметить, что адаптация такого широко распространенного вида карабид как *C. granulatus* к условиям обитания в городе идет за счет размерных характеристик, а не за счет изменений в морфометрической структуре. Межпопуляционные различия в морфометрической структуре имеют одинаковую величину у вида *C. granulatus*, обитающего и в г. Казани, и в г. Кемерово. Это позволяет предполагать, что обсуждаемая стратегия адаптаций жужелиц к условиям среды является общебиологическим явлением и может быть приложима к другим группам насекомых.

ГЛАВА 5. МЕЖВИДОВАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПОПУЛЯЦИЙ ЖУЖЕЛИЦ

В предыдущей главе представлен межпопуляционный анализ видов жужелиц в отдельных антропогенных ландшафтах, т.е. описан процесс адаптации карабид к антропогенному воздействию. В данной главе приводятся обобщенные результаты по размерным и структурным характеристикам каждого вида в каждом антропогенном ландшафте.

Для всех исследованных видов в подавляющем большинстве локалитетов *k-means* кластеризация выделяет признак А (длина надкрылий) как основной при выделении кластеров, когда межгрупповая дисперсия больше внутригрупповой с высокими значениями F и $p < 0,02$. Это подтверждает предварительные выводы карабидологов о том, что длина надкрылий является определяющим признаком общих размеров тела жужелиц и зависит, в основном, от кормовой базы и оптимальности условий местообитания.

Для всех обследованных видов жужелиц характерна картина, представленная на рисунках 10 и 11.

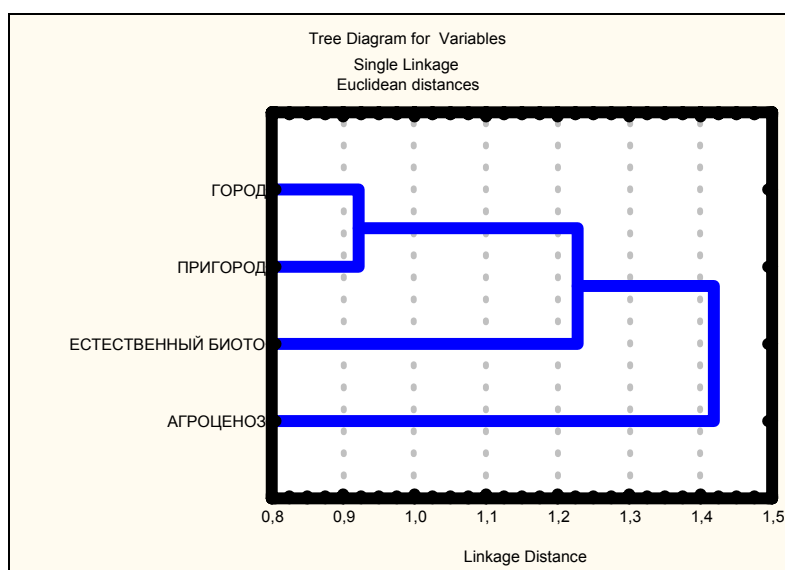


Рисунок 10 - Дендрограмма распределения популяций *C. cancellatus*, обитающих на разных территориях

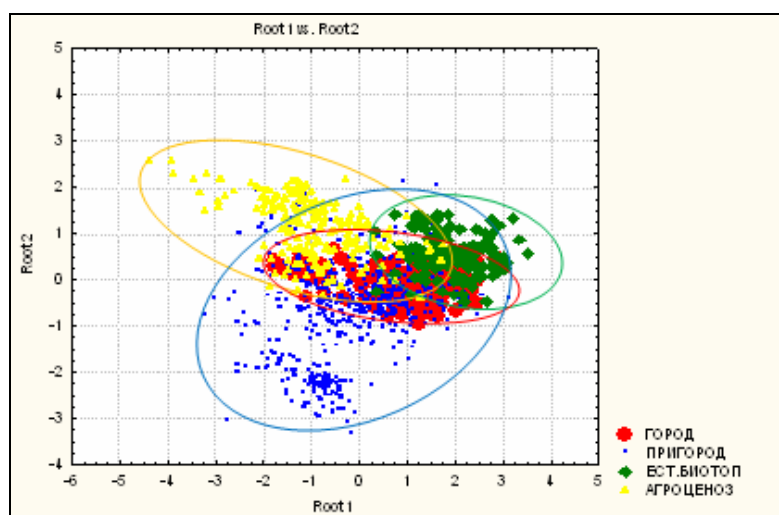


Рисунок 11 - Положение маркеров популяций *C.cancellatus* в плоскости КДФ

Жуки, обитающие в городе и пригороде, более сходны по размерам, чем жуки, обитающие в естественном биотопе и агроценозе; ярлыки, кодирующие популяции, обитающие при разном антропогенном воздействии, занимают различные позиции в плоскости корней дискриминантных функций (КДФ), что говорит о различиях в их морфометрической структуре.

Эти результаты были подтверждены еще одним статистическим методом, который позволяет выделить основные факторы, определяющие изменчивость мерных признаков в исследованных выборках. Результаты процентных нагрузок факторов сведены в таблицу. Анализ ее показывает, что для разных видов наблюдается следующая картина: факторные нагрузки одинаковы в пригородных биотопах и естественных ценозах, что говорит, по всей видимости, о том, что пригороды г. Казани по биотопической обеспеченности самодостаточны для обитания жужелиц.

Таблица - Факторные нагрузки при анализе методом главных компонент популяций жужелиц при разном антропогенном воздействии (в %)

Вид	Город		Пригород		Естественный биотоп		Агроценоз	
	Фактор 1	Фактор 2	Фактор 1	Фактор 2	Фактор 1	Фактор 2	Фактор 1	Фактор 2
Татарстан								
<i>C.cancellatus</i>	39	28	55	16	58	15	37	24
<i>C.granulatus</i>	48	28	35	27	37	30		
<i>P.melanarius</i>	57	18	70	15	40	20		
<i>P.cupreus</i>	54	15					42	21
Кемеровская область								
<i>C.aeruginosus</i>	55	-						
<i>C.granulatus</i>	46	17						
<i>P.niger</i>	49	16						

С другой стороны, факторные нагрузки в городе и агроценозе тоже похожи. Как в популяциях *C. cancellatus*, так и *P. cupreus* на морфометрическую структуру оказывают влияние два фактора, примерно равные по собственным значениям. Это свидетельствует о том, что антропогенное влияние города по характеру изменения морфометрической структуры жужелиц напоминает антропогенное влияние в агроценозах, хотя содержательное значение этих факторов различно. В городах это, по-видимому, фрагментация местообитаний, аридизация, промышленное загрязнение, в агроценозах – влияние севооборота, ядохимикатов.

Обнаруженный факт реализации единой стратегии в процессе адаптации жужелиц к условиям среды имеет общебиологическое значение и применим, по всей видимости, ко многим видам беспозвоночных. Различия в размерах определяются непосредственно факторами среды и имеют модификационную природу. Отличия в структуре обусловлены генетическими различиями. Следовательно, если между двумя популяциями регистрируются структурные различия, значит, они прошли процесс адаптации к условиям среды, закрепили приспособительные признаки в гено типе. Если регистрируются различия в размерных характеристиках, то микроэволюционных сдвигов еще не произошло, и эти различия могут стираться достаточно быстро в зависимости от конкретных условий обитания. Проведенный многомерный анализ морфометрической изменчивости закладывает базу для проведения мониторинговых исследований, которые просматриваются в двух направлениях:

1. В геометрической морфометрии, когда с помощью особой техники определяется изменение формы объекта. Если оно наблюдается, то в данной популяции идет микроэволюционный сдвиг, который в ряде случаев является начальным этапом видообразования. В данном контексте важно заранее знать структуру изменчивости морфометрических признаков у изучаемого объекта (*прим.* – что и сделано в нашей работе в отношении жужелиц), тогда в анализ по геометрическим параметрам можно брать не больше 2-3 особей, что становится актуальным в плане сохранения биоресурсов.

2. Работа включает межпопуляционную и межвидовую характеристику в целом для выборок разных локалитетов. Это основа для проведения сравнительного анализа в том же аспекте, но при дифференциации популяций по признаку пола. Известно, что репродуктивная характеристика является одним из тех параметров, которая определяет устойчивость популяций. Смещение соотношения полов в пользу самцов, показанное в работе для городских популяций, наводит на мысль, что структура группировок внутри города отличается, а, следовательно, признаки, влияющие на адаптации жужелиц к условиям города, у самок и самцов различны. Если это удастся доказать, а в зарубежных работах прослеживается именно такой путь исследований, то мы будем иметь в руках инструмент для оценки степени устойчивости популяций, которую можно будет проводить буквально по 20 – 30 особям из локальных группировок.

ВЫВОДЫ:

1. Численность популяций исследованных видов жуужелиц *Carabus cancellatus*, *C.granulatus*, *C.aeruginosus*, *Pterostichus melanarius*, *P.niger*, *Poecillus cupreus*, доминирующих в городских ценозах, ниже таковой в пригородах и естественных биотопах. На территории города у крупных видов рода *Carabus*, а также у вида *P.cupreus* преобладают самцы.
2. Изменчивость морфометрической структуры и размерных характеристик исследованных видов в разных антропогенных ландшафтах в большей степени определяется признаком «длина надкрылий».
3. Размеры карабид, исследованных видов родов *Carabus*, *Pterostichus* и *Poecillus*, приурочены к типу биотопа. Наиболее крупные жуки, независимо от видовой принадлежности, обитают в затененных биотопах с естественными укрытиями (кустарники в городе, малинник, березняки, многолетние травы); интенсивность рекреации ведет к уменьшению размеров жуков.
4. Адаптация жуужелиц видов рода *Carabus* к условиям существования заключается в координированном изменении размерных характеристик и структуры: если уменьшается разница в размерах, то увеличиваются различия в морфометрической структуре, и наоборот.
5. Исследованные виды жуужелиц родов *Pterostichus* и *Poecilus* при адаптации к антропогенным ландшафтам разного типа не изменяют размеров и морфометрическую структуру или меняют ее в очень небольшой степени.
6. Указанные различия в стратегиях адаптации жуужелиц родов *Carabus*, с одной стороны, и *Pterostichus* и *Poecilus*, с другой, проявляются одинаково в удаленных точках ареала исследованных видов, что позволяет заключить: выявленные механизмы имеют общебиологическую значимость.
7. В разных антропогенных ландшафтах (городе, пригороде, естественных биотопах и агроценозах) размерные и структурные характеристики популяций жуужелиц родов *Carabus*, *Pterostichus* и *Poecillus* имеют свои особенности в зависимости от экологических преферендумов вида. Для всех изученных видов характерно сходство характера изменения морфометрической структуры городских популяций с теми, что обитают в агроценозах, с одной стороны, и популяциями, обитающими в пригороде и естественных биотопах, с другой.

СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Статьи в журналах, рекомендованных ВАК

1. Суходольская, Р.А. Фауна и популяционные характеристики жуужелиц г. Казани [Текст] / Р.А. Суходольская, Г.А. Тимофеева, Н.Р. Хабибуллина // Ученые записки Казанского гос. ун-та. Сер. Естественные науки. – Казань, 2009. – Т.151. – Кн. 2. – С. 145-151.

2. Тимофеева Г.А. Исследования во внеклассной работе по экологии [Текст] / Г.А. Тимофеева // Биология в школе : науч.-метод. журнал / учредитель ООО Издательство «Школа-Пресс» - 2009. – М.: Школа-Пресс, 2009. - № 8. – С. 50-54.

Статьи в журналах и сборниках

3. Суходольская, Р.А. Структура популяций жуужелиц в разных частях ареала [Текст] / Р.А. Суходольская, Н.И. Еремеева, Г.А. Тимофеева // Энтомологические исследования в Западной Сибири. Труды Кемеровского отделения русского энтомологического общества. - Вып.6. - Кемерово, 2008. - С. 118 – 125.

4. Тимофеева, Г.А. Структура популяций жуужелиц при разной степени антропогенного воздействия [Текст] / Г.А. Тимофеева, Н.И. Савосин // Всероссийская научная конференция «Окружающая среда и устойчивое развитие регионов» в 4 т., 28-30 мая 2009 г.: [Труды]. - Казань: Бриг, 2009. – Т.3. - С.303-306.

5. Тимофеева, Г.А. Некоторые аспекты фауны населения и популяционной структуры жуужелиц Кемерово и прилегающих территорий [Текст] / Г.А. Тимофеева, Н.И. Савосин // Вестник Мордовского университета: научно-публицистический журнал. Сер. биол. науки. – 2009. - №1. - С. 69-71.

6. Хабибуллина, Н.Р. Структура населения и популяционный показатели жуужелиц Казани [Текст] / Н.Р. Хабибуллина, Г.А. Тимофеева // Вестник Мордовского университета: научно-публ. журнал. Сер. биол. науки. - 2009. - №1. - С. 75-77.

7. Тимофеева, Г.А. Влияние урбанизации на структуру популяций жуужелиц (на примере г. Казани и г. Кемерово) [Текст] / Г.А. Тимофеева // Экологические проблемы промышленных городов. В 2 ч.: сб. науч. тр. Под ред. проф. Т.И. Губиной. - Ч.2. - Саратов, 2009. - С.244-246.

8. Тимофеева, Г.А. Популяционная структура жуужелиц в урбанизированных ландшафтах [Текст] / Г.А. Тимофеева // Вестник Елабужского государственного педагогического университета: науч.-публ. журнал. Сер. биол. науки. - 2009. - №2. - С. 117-119.

Материалы конференций (некоторые издания)

9. Суходольская, Р.А. Структура изменчивости в популяциях почвообитающих беспозвоночных при разной степени антропогенного воздействия [Текст] / Р.А. Суходольская, Г.А. Тимофеева // Международная научно-практическая конференция «Экология и биология почв», 19-21 апр. 2006 г.: [материалы]. - Ростов – на – Дону, 2006. - С. 479 – 484.

10. Тимофеева, Г.А. Популяционные характеристики жуужелиц (Coleoptera, Carabidae) в разных частях ареала [Текст] / Г.А. Тимофеева, Р.А. Суходольская // VII Межрегиональное совещание энтомологов Сибири и Дальнего Востока «Энтомологические исследования в Северной Азии» [материалы]. - Новосибирск, 2006. - С. 297 -299.

11. Жеребцов, А.К. Влияние автомагистрали на население жуужелиц в крупном городе [Текст] / А.К. Жеребцов, Р.А. Суходольская, Г.А. Тимофеева // Научно-практическая конференция «Экологические проблемы урбанизированных территорий», 20-21 мар. 2007 г.: [материалы]. - Елец, 2007. - С. 96 – 98.

12. Тимофеева, Г.А. Популяционные аспекты экологии жуужелиц в условиях большого города (на примере г. Казани) [Текст] / Г.А. Тимофеева, Р.А. Суходольская // XXII Любичевские чтения «Современные проблемы эволюции» в 2 т. [материалы]. - Ульяновск, 2008. - Т. 2. - С. 249 -252.

13. Суходольская, Р.А. Особенности репродуктивной структуры городских популяций жуужелиц (на примере г. Казань) [Текст] / Р.А. Суходольская, Г.А. Тимофеева // III Международная научно-практическая конференция «Урбоэкосистемы: проблемы и перспективы развития»: [Материалы]. - Ишим, 2008. - С. 206 – 209.

14. Тимофеева Г.А. Сравнительная характеристика городских и полевых популяций жуужелиц (на примере *Carabus cancellatus* Ill.) [Текст] / Г.А. Тимофеева, Р.А. Суходольская // Международная научно-практическая конференция. Труды Ставропольского отделения РЭО, 10-12 сент. 2008 г.: [материалы]. – Ставрополь, 2008. – Вып.4. - С. 230 – 234.

15. Тимофеева Г.А. Биоценоотические и популяционные показатели почвенной мезофауны г. Казани [Текст] / Г.А. Тимофеева, Н.Р. Хабибуллина // IV Международная научно-практическая конференция «Урбоэкосистемы: проблемы и перспективы развития», 19-20 мар. 2009 г.: [материалы]. - Ишим, 2009. – С.307-310.

16. Суходольская Р. А. Морфометрическая изменчивость некоторых видов жуужелиц [Текст] / Р.А. Суходольская, Г.А. Тимофеева // V Международная конференция: «Биоразнообразие и роль животных в экосистемах», 12-16 окт. 2009 г., Днепрпетровск, Украина: [материалы]. – Днепрпетровск, 2009. - С. 232-233.

17. Тимофеева Г.А. Морфометрическая и репродуктивная структура популяции жуужелицы *P.melanarius* Ill. в условиях города [Текст] / Г.А. Тимофеева // II Международная научно-практическая конференция «Экология биосистем: проблемы изучения, индикации и прогнозирования». Школа молодых ученых «Комплексное изучение биосистем», 25-30 авг. 2009 г.: [материалы]. – Астрахань: изд-во «Астраханский университет» 2009. - С.39-41.